

## 14.) Die Drehung des Beckens während der Entwicklung der Säugetiere.

Von ANTON KIESSELBACH<sup>1)</sup>.

Mit zwei Abbildungen im Text und auf Tafel XVII<sup>a</sup>

### Einleitung.

Der Vergleich zwischen dem Becken eines Stegocephalen, eines Urodelen oder eines Reptils mit dem Becken eines Säugetiers zeigt eine auffallende Verschiedenheit in der Stellung des Beckens zur Wirbelsäule. Bei einem Stegocephalen z. B. steht das Ilium senkrecht zur Wirbelsäule, während bei einem Säugetier das Ilium einen nach hinten zu spitzen Winkel mit der Wirbelsäule bildet oder gar parallel zu dieser verläuft.

Zur exakten Erfassung der Beckenstellung dienen die Begriffe: Kreuzbeinachse, Beckenachse und Iliosakralwinkel (Abb. 1). Unter Kreuzbeinachse oder Sakralachse

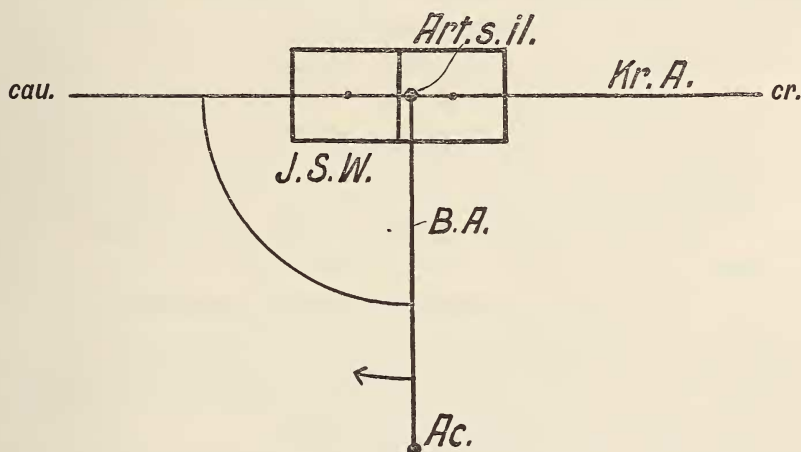


Abb. 1. Schematische Zeichnung zweier Kreuzbeinwirbelkörper mit Kreuzbeinachse (Kr. A.) und Beckenachse (B. A.). Art. s. il. = Mitte der Articulatio sacro-iliaca; Ac. = Mitte des Acetabulum; cr. = cranial; cau. = caudal; I. S. W. = Iliosakralwinkel.

(HUXLEY 1879) versteht man eine Gerade, die die Mittelpunkte der echten Kreuzbeinwirbelkörper miteinander verbindet. Als Beckenachse oder Iliumachse (HUXLEY 1879) bezeichnet man die Verbindung zwischen der Mitte der Articulatio sacro-iliaca und der Mitte des Acetabulum. Der von Kreuzbeinachse und Beckenachse gebildete, caudalwärts offene Winkel ist der Iliosakralwinkel.

Als phylogenetische Ausgangsstellung des Beckens sieht NAUCK (1924) die sogenannte Primärstellung an, bei der die Beckenachse senkrecht zur Kreuzbeinachse steht, wie es bei Stegocephalen und Cotylosauriern der Fall ist. Der Iliosakralwinkel beträgt also bei der Primärstellung  $90^{\circ}$  (vgl. Abb. 1). Nach NAUCK (1924) „läßt sich eine

<sup>1)</sup> Vortrag, gehalten auf der 7. Hauptversammlung der D. G. f. S. in Köln am 11. 9. 1933.

morphologische Reihe der Lagebeziehungen des Beckens zum Achsenskelett aufstellen“. Von der Primärstellung führt diese Reihe einerseits „über die urodelen Amphibien und Crocodile zu den Lacertiden“ (der Iliosakralwinkel nimmt zu), während sie andererseits „über die Theromorpha und Monotremata zu den Marsupialiern und Monodelphiern hinleitet“ (der Iliosakralwinkel nimmt ab). Diese morphologische Reihe soll natürlich keine phylogenetischen Zusammenhänge zum Ausdruck bringen.

In der Säugerontogenese tritt vorübergehend eine der Primärstellung der Säugetier-vorfahren ähnliche Anordnung von Kreuzbeinachse und Beckenachse auf. Im Laufe der weiteren Entwicklung kommt es zu einer Caudalwärtsdrehung des Beckens um die zwischen den beiden Mittelpunkten der Articulationes sacro-iliacae gelegene Achse. Mit anderen Worten: der anfangs annähernd rechte Iliosakralwinkel wird mehr oder minder spitz. Im Zusammenhang mit der Caudalrotation des Beckens finden noch Streckungen innerhalb desselben statt, auf die ich hier nicht eingehen möchte (vgl. NAUCK 1926).

### Zusammenstellung der bisher untersuchten Formen.

Bevor ich über meine Untersuchungen an der Beutelratte *Didelphis aurita* WIED berichte, gebe ich einen Überblick über die bisher untersuchten Formen.

Bei den Monotremen wurde eine ontogenetische Beckendrehung für *Ornithorhynchus* von HOWES (1893) und für *Echidna* von HOWES (1893) und NAUCK (1924) nachgewiesen. Sie weicht jedoch von dem bei den übrigen Säugern normalerweise vorkommenden Modus ab. In der frühen Ontogenese der Monotremen findet eine caudalwärts gerichtete Rotation des Beckens statt. Sie wird aber in der weiteren Entwicklung zum Teil rückgängig gemacht, indem das Becken sich seiner ursprünglichen Stellung wieder nähert. Bei *Ornithorhynchus* steigt der Iliosakralwinkel wieder bis auf etwa  $45^\circ$ , bei *Echidna* sogar bis auf  $70^\circ$ . Die Beckenstellung bei Monotremen ist also nur scheinbar primitiv; sie ist im Zusammenhang mit der Seitwärtsstellung der Femora, die eine Anpassung an die Grabfunktion darstellt, erst sekundär entstanden.

Über Marsupialier lagen bisher noch keine Ergebnisse vor.

Von Monodelphiern sind untersucht worden: Mensch, Schwein, Kaninchen, Meerschweinchen, Flattermaki (*Galeopithecus*) und Maulwurf.

Bei menschlichen Embryonen von 13,6 und 13,8 mm Nacken-Steißlänge bildet nach PETERSEN (1893) das Ilium einen nahezu rechten Winkel mit dem Sakrum. Bei einem Embryo von 17,5 mm Nacken-Steißlänge ist der Iliosakralwinkel bereits spitz. Auch NEUHÄUSER (1901) stellt beim Menschen eine ontogenetische Beckendrehung fest. Nach NAUCK (1930) sinkt der Iliosakralwinkel bis auf  $56^\circ$  bei Embryonen von 65 mm Scheitel-Steißlänge und wird dann allmählich wieder stumpfer. Beim Neugeborenen beträgt er  $86^\circ$ . Beim Menschen ist also die annähernd senkrechte Stellung des Iliums zum Sakrum keine ursprüngliche; sie ist vielmehr als eine — im Zusammenhang mit dem aufrechten Gang (LE DAMANY 1906, WEIDENREICH 1913, KNAUER 1914) — sekundär wieder primitiv gewordene aufzufassen.

Die Caudalrotation des Beckens beim Schwein wurde von NEUHÄUSER (1901) und NAUCK (1923) untersucht. Nach den exakteren Angaben von NAUCK hat ein Schweineembryo von 19,5 mm Scheitel-Steißlänge einen Iliosakralwinkel von  $77^\circ$ . Dieser wird allmählich kleiner und beträgt bei einem 63,7 mm langen Embryo nur noch  $31^\circ$ .

Für das Kaninchen gibt NEUHÄUSER (1901) an, daß bei einem Embryo von 16 mm Fadenlänge<sup>2)</sup> „die beiden Winkel, welche die Längsachse des Os ilium mit der Hauptrichtung der Wirbelsäule bildet, beide annähernd gleich einem Rechten sind.“ Bei einem Embryo von 10 cm Fadenlänge ist die Stellung des Beckens, wie sie uns beim erwachsenen Kaninchen entgegentritt, erreicht: der Iliosakralwinkel ist auf ein Minimum reduziert.

Bei einem Meerschweinchen von 25 mm Fadenlänge findet derselbe Autor, daß der caudale Winkel zwischen Os ilium und Wirbelsäule nur wenig kleiner ist als ein rechter. Das Becken eines Embryos von 6 cm Fadenlänge hat seine endgültige Stellung bereits erreicht, der Iliosakralwinkel beträgt ungefähr 30°.

Über die Drehung des Beckens bei *Galeopithecus*, dem Flattermaki, liegt eine Angabe von LECHE (1886) vor. Nach ihm bildet bei jugendlichen Individuen der ventrale Rand des Darmbeins mit der Wirbelsäule einen stumpfen Winkel (gemeint ist der nach vorne zu gelegene Winkel); beim erwachsenen Tier ist dieser Winkel fast ausgeglichen. Nach der hier angewandten Nomenklatur ist also der Iliosakralwinkel bei jungen Tieren spitz, während er bei ausgewachsenen annähernd 0° beträgt.

Die Untersuchung des Beckens von *Talpa europaea* durch NAUCK (1927) hatte das unerwartete Ergebnis, daß die Beckenstellung „vom Moment der Chondrifikation an der definitiven fast absolut gleich“ ist. Dies ist um so bemerkenswerter, als beim *Talpabecken* Sakralachse und Iliumachse parallel liegen, der Iliosakralwinkel also 0° beträgt. Eine Erklärung für dieses abnorme Verhalten der Beckenanlage sieht NAUCK in Besonderheiten der Ontogenese von *Talpa*. Er nimmt an, daß die ventral und ventrolateral vom Ilium befindlichen Eingeweideteile es verhindern, daß das Becken eine der sogenannten „Primärstellung“ ähnliche Position einnimmt.

### Die Beckendrehung bei *Didelphis aurita* WIED

Im Verlaufe einer Untersuchung über den Descensus testicularum bei der Bentelratte *Didelphis aurita* WIED, (KIESSELBACH 1934) für die mir Professor BRESSLAU sein umfangreiches, in Brasilien gesammeltes Material zur Verfügung stellte, hatte ich Gelegenheit, zu verfolgen, ob und in welcher Weise bei diesem Marsupialier eine Beckendrehung stattfindet. Meine Befunde sind im folgenden zusammengestellt.

Die jüngsten untersuchten *Didelphis*-Embryonen haben eine Fadenlänge von 15–16 mm. Sie geben über die Beckenstellung keinen Aufschluß, da das Skelettblastem entweder noch nicht zu erkennen ist oder noch nicht genau abgegrenzt werden kann. Der Beckengürtel differenziert sich übrigens später als der Schultergürtel. Ein 19 mm langer weiblicher Embryo zeigt die beginnende Verknorpelung der Beckenanlage. Eine knorpelige Iliosakralverbindung ist noch nicht vorhanden. Nach einer plastischen Rekonstruktion bildet die knorpelige Iliumanlage mit der Kreuzbeinachse einen caudalwärts offenen Winkel von ca. 65° (siehe Tabelle pg. 391). Da bei diesem Embryo eine Iliosakralverbindung und ein Acetabulum noch nicht ausgebildet ist, kann der Iliosakralwinkel so, wie er oben definiert wurde, nicht mit völliger Exaktheit erfaßt werden. Eine durch die größte

<sup>2)</sup> Unter Fadenlänge versteht man die Länge eines Fadens, der von der Schnauzenspitze über Kopf und Rücken bis zur Schwanzwurzel des Tieres gelegt wird.



Länge des Iliums gelegte Achse weicht jedoch von der Beckenachse nur wenig ab. Deshalb kann man, ohne einen erheblichen Fehler zu machen, bei den jüngsten Stadien den von Iliumanlage und Kreuzbeinachse gebildeten caudalwärts offenen Winkel als Iliosakralwinkel bezeichnen. Daß bei *Didelphis* der größte gefundene Iliosakralwinkel nicht mehr als  $65^{\circ}$  beträgt, ist vielleicht auf einen Einfluß der um diese Zeit stattfindenden Rückbildung des Physiologischen Nabelbruches auf die Beckenanlage zurückzuführen.

Tabelle der bei *Didelphis* gefundenen Winkelwerte.

Fadenlänge	Geschlecht	Bemerkungen	Iliosakralwinkel	
15 mm	?	3 Embryonen	?	
16 "	?	2 "	?	
19 "	♀	Embryo	ca. $65^{\circ}$	
17 "	♀	Bj. } Geschwister	" $62^{\circ}$	
17 "		" }	" $60^{\circ}$	
20 "		" }	" $60^{\circ}$	
28 "		" }	" $57^{\circ}$	
26 "		" }	" $52^{\circ}$	
36 "		" }	" $35^{\circ}$	
39 "		" }	" $35^{\circ}$	
52 "		" }	" $28^{\circ}$	
52 "		" }	" $27^{\circ}$	
65 "		" }	" $22\frac{1}{2}^{\circ}$	
79 "		" }	" $22^{\circ}$	
98 "		" }	" $23\frac{1}{2}^{\circ}$	
440 "		ca.	Erwachsenes Tier	$14^{\circ}$
440 "		"	Skelett eines erw. Tieres	" $14^{\circ}$

Die nächst älteren Stadien, die untersucht wurden, sind junge Beuteltjunge (Bj.) von 17 mm Fadenlänge<sup>3)</sup>. Das Becken ist bei ihnen bereits weitgehend verknorpelt. Bei einem ♀ wurde an Zeichnungen von Mikrotomschnitten ein Iliosakralwinkel von etwa  $62^{\circ}$  gemessen, bei einem ♂ einer von ca.  $60^{\circ}$ . Bei einem männlichen Bj. von 20 mm Länge ergab die Messung am Modell ebenfalls einen Winkel von etwa  $60^{\circ}$ . Von einem älteren männlichen Bj. von 28 mm Fadenlänge wurde u. a. die rechte Hälfte der Wirbelsäule und des Beckens plastisch rekonstruiert und ein Iliosakralwinkel von  $57^{\circ}$  festgestellt (Abb. 2 auf Tafel XVII<sup>6)</sup>. An dem Modell eines Schwestertieres des letzten Bj. von 26 mm Länge beträgt der Iliosakralwinkel  $52^{\circ}$ . Sagittalschnitte durch ein männliches Bj. von 36 mm Fadenlänge zeigen, daß der Iliosakralwinkel bedeutend spitzer geworden ist. Er ist bis auf  $35^{\circ}$  gesunken. Denselben Winkel lassen Schnitte durch ein 39 mm langes ♂ Bj. erkennen. An den folgenden Tieren wurde der Iliosakralwinkel festgestellt, indem durch makroskopische Präparation das Ilium einer Seite freigelegt wurde. An einem 52 mm langen ♂ Bj. wurde ein Iliosakralwinkel von ca.  $28^{\circ}$  gemessen, an einem gleichlangen Schwestertier ein solcher von etwa  $27^{\circ}$ . Bei einem 65 mm langen ♂ Bj. beträgt der Iliosakralwinkel  $22\frac{1}{2}^{\circ}$ , bei einem 79 mm langen  $22^{\circ}$  und bei einem von

<sup>3)</sup> Daß für diese Bj. eine kürzere Fadenlänge angegeben worden ist als für den eben besprochenen Embryo von 19 mm, ist einmal auf die subjektive Verschiedenheit in der Maßangabe zurückzuführen — die Objekte wurden von verschiedenen früheren Untersuchern gemessen — und wohl auch auf individuelle Schwankungen in der Größe einander entsprechender Entwicklungsstadien.

98 mm Länge  $23\frac{1}{2}^{\circ}$ . Aus den drei letzten Werten ist zu ersehen, daß der Iliosakralwinkel eine Zeitlang konstant bleibt, die Caudalrotation des Beckens also vorübergehend sistiert (vgl. Tabelle). Später findet dann noch eine weitere Drehung statt, bis der Iliosakralwinkel bei ausgewachsenen Tieren nur noch  $14^{\circ}$  beträgt.

Wenn auch nicht allen Winkelwerten absolute Genauigkeit zukommt, so ist aus der Tabelle doch eindeutig zu ersehen, daß mit zunehmendem Entwicklungsgrad der Iliosakralwinkel spitzer wird, mit anderen Worten, daß während der Ontogenese von *Didelphis* das Becken caudalwärts gedreht wird.

Die an *Didelphis* gefundenen Ergebnisse dürfen wohl für die Marsupialier verallgemeinert werden. Bei diesen findet also in der gleichen Weise wie bei den Monotremen (hier nur in der frühen Ontogenese! vgl. pg. 389) und bei den Monodelphiern eine Caudalrotation des Beckens statt.

### Literatur.

- DAMANY, P. LE, 1906. — L'angle sacro-pelvien. — Journ. de l'anat. et de la physiol. 42.
- HOWES, G. B., 1893. — On the mammalian pelvis, with especial reference to the young of *Ornithorhynchus anatinus*. — Journ. Anat. Physiol. 27, n. S. 7, pg. 544—556.
- HUXLEY, T. H., 1879. — On the characters of the pelvis in the mammalia, and the conclusions respecting the origin of mammals, which may be based on them. — Proc. Royal Soc. of London 28, pg. 395—405.
- KNAUER, S., 1914. — Ursachen und Folgen des aufrechten Ganges des Menschen. — Ergebn. Anat. Entw.-Gesch. 22.
- LECHE, W., 1886. — Über die Säugetiergattung *Galeopithecus*. Eine morphologische Untersuchung. — Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 21, Nr. 11.
- KIESELBACH, A., 1934. — Untersuchungen über den Descensus testicularum bei *Didelphis*. — Ztschr. Anat. Entw. Gesch. 103, pg. 438—471.
- NAUCK, E. Th., 1923. — Über die Ursache des Schwundes der Arteria ischiadica bei den Säugetieren. — Ztschr. ges. Anat. 68, pg. 455—468.
- , 1924. — Die Beziehungen zwischen Beckenstellung und Gliedmaßenstellung bei tetrapoden Vertebraten. — Morph. Jahrb. 53.
- , 1926. — Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmaßen der Wirbeltiere. II. Über die Beckendrehung und das Foramen obturatum bei Säugern. — Morph. Jahrb., 57, pg. 38—56.
- , 1927. — Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmaßen der Wirbeltiere. — IV. Das Becken von *Talpa europaea*. — Sitz.-Ber. d. Ges. zur Beförd. d. gesamt. Naturw. zu Marburg 62, pg. 29—56.
- , 1930. — Zur Morphologie des Säugetierbeckens. — Forschungen und Fortschr. 6, pg. 175.
- NEUHÄUSER, H., 1901. — Beiträge zur Lehre vom Descensus der Keimdrüsen. 1. Teil. Die Beckendrehung. — Ztschr. Morph. Anthropol. 3.
- PETERSEN, H., 1893. — Untersuchungen zur Entwicklung des menschlichen Beckens. — Arch. Anat.
- WEIDENREICH, F., 1913. — Über das Hüftbein und das Becken der Primaten und ihre Umformung durch den aufrechten Gang. — Anat. Anz. 44, pg. 497—513.